

BIOLOGIA DE LA REPRODUCCION EN LA ESPECIE TREPADORA *LAPAGERIA ROSEA* R. ET P. (PHILESIACEAE)

REPRODUCTIVE BIOLOGY OF THE CLIMBING SPECIES *LAPAGERIA ROSEA* R. ET P. (PHILESIACEAE)

Ana María Humaña y Magaly Riveros*

RESUMEN

Se estudió el sistema de reproducción y las fases fenológicas de *Lapageria rosea* R. et P. La duración del período de floración es muy prolongada (120 días) y la duración de las flores es de 9-15 días. Florece durante la estación del año más desfavorable para la actividad de los polinizadores (marzo a julio). El desarrollo de los frutos demora prácticamente todo el año (300 días). *Lapageria rosea* es autocompatible, pero depende directamente de la actividad de los polinizadores para el transporte de polen. No es capaz de autopolinizarse por sí sola debido a que el pistilo alcanza madurez antes que los estambres. No hubo evidencia de apomixis. El porcentaje de frutos que se forman, en relación al máximo fisiológicamente posible, es en general alto. También el número de semillas por fruto formado es alto. La combinación de floración prolongada junto al período de vida de las flores prolongado conduce a una polinización eficiente, a pesar que *L. rosea* florece en otoño-invierno.

PALABRAS CLAVES: *Lapageria*, autoincompatibilidad, fenología.

ABSTRACT

The breeding system and flowering phenology of *Lapageria rosea* were studied. Flowering is prolonged (120 days) and flower longevity was between 9 to 15 days. Flowering occurred in the most desfavorable period for pollinator activity (March-July). Fruit development occurred throughout the year (300 days). *Lapageria rosea* is self-compatible, but dependent on pollinator activity for pollen flow. The species is not able to undergo self-pollination, because the pistil mature before the stamens. There is no evidence of apomixis. Compared with the physiological maximum, a high percentage of fruits is formed, and the seed content of each fruit is high. Pollination is very efficient, in spite of an autumn flowering periods.

KEYWORDS: *Lapageria*, autoincompatibility, phenology.

INTRODUCCION

Los factores principales que determinan el apareamiento en plantas son el sistema de reproducción, el período de floración y la actividad de los polinizadores (Faegri & van der Pijl 1976). De esta manera, un alto porcentaje de especies presentan floración masiva, desarrollándose la fase de floración y fructificación en una tempora-

da. Este mecanismo favorece la afluencia masiva de polinizadores, pero a su vez provoca un alto grado de autopolinización al visitar un mismo agente numerosas flores en un mismo individuo (geitonogamia) (Arroyo 1976). Una situación opuesta la presentan aquellas especies con período de floración muy extenso, en ellas la duración de la floración muchas veces alcanza a varios meses, estaciones o todo el año. En estos casos, el número de flores que emerge por día tiende a ser bajo, siendo la duración de vida de una flor, de varios días. En general, la afluencia de polinizadores es baja, pero las posibilidades que una misma flor sea visitada más frecuentemente, son mayores (Bawa 1983).

*Instituto de Botánica, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Casilla 567, Valdivia, Chile.

El objetivo de este estudio fue determinar el sistema de reproducción de *Lapageria rosea*, y establecer el patrón fenológico. Este estudio además, se complementará con observaciones de la actividad del agente polinizador, para relacionarlo con los factores reproductivos. Además, de entregar datos sobre la asignación de biomasa en las estructuras florales y de la relación polen/óvulo.

MATERIAL Y METODOS

Para los estudios del sistema de reproducción y fenología, se ubicaron dos áreas de características más o menos similares para efectuar el trabajo de terreno (Fig. 1). El primero de ellos se encuentra detrás del parque "Saval", ubicado en la Isla Teja de la ciudad de Valdivia. Se caracteriza por ser un matorral relativamente abierto, donde predominan principalmente algunas especies de Myrtaceae como *Ugni molinae* Turcz. El otro sector corresponde a un matorral más protegido, ubicado en una quebrada que se encuentra a 7 Km al oeste de la ciudad de Valdivia, adyacente al Puente Cruces (39° 48' LS, 73° 14' LW). Se empleó material de ambos sectores para desarrollar los diferentes objetivos, en especial fenología y reproducción.

El clima corresponde al tipo templado con tendencia oceánica, muy húmedo. El promedio de agua caída durante los meses de junio de 1989 a mayo de 1990 fue de 2.231 mm. El promedio de temperatura fue de 12,4° C. La temperatura promedio más baja se registró en julio con 7,7° C, en cambio en los meses de verano (enero y febrero) se alcanzó un promedio de 17,4° C (datos de clima de la estación climatológica del Instituto de Geociencias de la Universidad Austral de Chile).

Se registraron las fases fenológicas (floración y fructificación) de la especie en estudio, siguiendo la metodología de Arroyo *et al.* (1981). Para esto se marcaron ramas con yemas florales. Se consideró en fase de floración cuando el 5% de las yemas estaban abiertas, el mismo criterio se utilizó para la fase de fructificación. Se procedió a controlar el período de vida de una flor (longevidad floral), marcando separadamente 10 flores por individuo, en un total de 3-5 individuos por población. Se determinó el sistema de

reproducción a través de cruzamientos experimentales siguiendo la metodología de Ruiz y Arroyo (1978), y Riveros *et al.* (1987). La determinación de la formación de semillas en ausencia de los gametos masculinos (apomixis) se efectuó a través de ensayos de emasculación. Para cada uno de los test experimentales se marcaron como mínimo 10 flores por individuo y en un mínimo de 3-5 individuos.

La presencia o ausencia de autoincompatibilidad genética se determinó en base al cociente obtenido en la formación de frutos y semillas de la polinización artificial versus la polinización cruzada. En especies autocompatibles, el índice de autogamia, se determinó mediante el cociente entre autopolinización automática versus autopolinización artificial. La apomixis se determinó cuantificando el número de frutos y semillas obtenidas de las flores emasculadas. Además, se determinó la eficiencia reproductiva, que se define como la fecundidad de la planta bajo condiciones máximas de polinización (Ruiz y Arroyo 1978), ésta fue calculada mediante el cociente obtenido de frutos y semillas producidas en polinización natural versus frutos y semillas obtenidas en la polinización cruzada. Este valor indica la capacidad de la planta de formar frutos y semillas, a la vez de proporcionar información sobre las posibilidades reales de polinización que presenta la especie en condiciones naturales.

La actividad del agente polinizador se determinó efectuando observaciones diarias y por varios días. Para ello se registraron 40 períodos de 10 minutos, observados éstos en un total de 648 flores. En esta actividad se siguió la metodología de Arroyo *et al.* (1982).

Para la determinación de la proporción polen/óvulos se procedió a contar los óvulos, directamente bajo la lupa, en un mínimo de 10 flores, provenientes de 3-5 individuos. El recuento de polen se efectuó siguiendo la metodología utilizada por Riveros *et al.* (1987).

Para la determinación de la biomasa floral se procedió a separar, en un mínimo de 30 flores (provenientes de 3-5 individuos), las diferentes estructuras florales (tépalos, estambres y gineceo). Cada conjunto de estructuras se envolvió en papel de aluminio y se secó a 60° C por tres días. Posteriormente por diferencia de peso se obtuvo la biomasa de la muestra. Estos resultados se compararon posteriormente con el sistema reproductivo de la especie (Cruden y Lyon 1985).

RESULTADOS

Lapageria rosea es una especie trepadora de tallos volubles. Sus grandes flores rojas se encuentran aisladas o agrupadas en manojos, en las axilas de las hojas. El perigonio está formado por 6 tépalos dispuestos en 2 verticilos. En la base de cada tépalo se encuentra un nectario. El androceo se compone de 6 estambres, más cortos que los tépalos, soldados en la base. El ovario súpero, unilocular, contiene numerosos óvulos. El estilo es algo arqueado más largo que los estambres y con un estigma verdoso. El fruto es una baya oblongo-aovada de color amarillento, el mesocarpo es dulce y jugoso, y contiene abundantes semillas blanco-amarillentas.

El período de floración de *Lapageria rosea* se extiende desde mediados de marzo hasta la primera quincena de julio (120 días). La máxima floración se presenta entre abril y mayo. No presenta floración masiva, por el contrario, durante esta fenofase el desarrollo de las flores es gradual y en bajo número. El período de fructificación se extiende desde junio a marzo (300 días). La longevidad de la flor presenta un rango de 9-15 días (promedio de 12 días). Además, se detectó tendencia a la protogineia, es decir, el gineceo llega a la madurez antes que los estambres. Cuando el estigma se encuentra receptivo los estambres aún están inmaduros y de menor tamaño. En relación a la producción de polen y óvulos se contabilizó un promedio de 152.533,33 (D.S. 17,10) granos de polen por flor y un promedio de 131,83 (D.S.

9,99) óvulos por flor. La relación polen/óvulos es de 1.157,05 (Tabla 1).

Tabla 1. Producción de polen, óvulos y relación polen versus óvulo por flor en *Lapageria rosea* R. et P. n= número de individuos.

Características	n	$\bar{x}$	D.S.
Producción de polen	5	152.533,33	17,10
Producción de óvulos	5	131,83	9,99

Relación P/O 1.157,05

No se obtuvo formación de fruto en ausencia de gameto masculino, demostrándose claramente que esta especie no es apomíctica. En la autopolinización artificial se obtuvo un valor bajo en la formación de semillas, 5,86 semillas por flor polinizada y un 9,30% de formación de frutos. La prueba experimental que proporcionó el más alto porcentaje en la formación de frutos y semillas, fue la polinización cruzada manual, y aquí hubo formación de frutos en el 14,81% de las flores trabajadas (27 flores). Además, en este cruzamiento se obtuvo un promedio de 91,25 semillas por fruto y de 13,52 semillas por flor cruzada (Tabla 2).

Tabla 2. Cruzamientos experimentales efectuados en *Lapageria rosea* R. et P. para determinar la fecundidad. I= polinización cruzada manual. II= autopolinización manual. III= autopolinización automática. IV= agamospermia. V= polinización natural bajo condiciones ambientales.

Pruebas genéticas	N. flores (N. indiv.)	Frutos		Semillas		
		N.	%	N.	X/fr.	X/FI.CRUZ.
I	27 (6)	4	14,81	365	91,25	13,52
II	43 (6)	4	9,30	252	63,00	5,86
III	49 (6)	1	2,04	92	92,00	1,88
IV	30 (6)	0	0,00	0	0,00	0,00
V	93 (6)	15	16,13	1345	89,67	14,46

En la autopolinización automática de 49 flores aisladas, en el sector del puente del Río Cruces, hubo formación de 1 solo fruto. Esta situación indica una bajísima capacidad de autopolinización, si se considera el mayor número de semillas formadas en la autopolinización artificial. Se podría pensar también que este fruto es producto de contaminación al manipular la flor.

En la polinización natural de 93 flores marcadas en terreno y dejadas bajo condiciones ambientales de polinización, se obtuvo 16,13% de frutos con un promedio de 14,46 semillas por flor cruzada, indicando este valor la baja posibilidad de polinización que presenta esta especie. El índice de autoincompatibilidad genética indica que *Lapageria rosea* es una especie autocompatible (0,43). La eficiencia reproductiva fue alta tanto en los ensayos efectuados en el sector del puente Cruces (2,09) como en el sector de "La Saval" (0,74) si se considera el promedio de semillas por fruto.

Lapageria rosea es visitada por *Sephanoides galeritus* Molina y por una especie del género *Bombus*. La tasa de visitas calculada fue de 0,0343 vis./flor/min. El polinizador que efectúa el 96,7% de las visitas corresponde a *Sephanoides galeritus*.

La diferencia en la asignación de biomasa en las estructuras reproductivas fue altamente significativa, asignando más biomasa al perigonio (82,04%) en relación a estructuras masculinas (14,72%) y 3,25% para el gineceo (Tabla 3). A pesar que *Lapageria rosea* es una especie auto-compatible, la distribución de biomasa en las estructuras florales (mayor asignación en el perigonio y en segundo lugar en los estambres), cae en el rango de las que dependen fuertemente de un agente de polinización para el transporte de polen (Cruden, 1977).

Tabla 3. Biomasa asignada a cada una de las estructuras florales de *Lapageria rosea* R. et P. n: número de flores.

Estructura	n	%	X	D.S.
Perigonio	9	82,04	0,4673	0,0684
Gineceo	9	3,25	0,0185	0,0050
Anteras	9	6,71	0,0382	0,0037
Filamento	9	8,01	0,0456	0,0084

DISCUSION

El período de floración de *Lapageria rosea* es relativamente largo (8 quincenas), si consideramos que las especies del bosque templado del sur de Chile presentan un período de floración promedio de 5,39 quincenas, considerando las especies trepadoras y leñosas (Riveros 1991). La duración de la floración de *Lapageria rosea* se encuentra entre los valores promedios registrados para especies leñosas de comunidades tropicales húmedas y bosques tropicales secos. A este prolongado período de floración Bawa (1983) lo describe como una floración de duración extensa. En ella, la floración se produce durante todo el año o durante muchos meses, en oposición a las especies que presentan floración masiva, es decir, aquellas especies en que la floración se produce en unos pocos días. La floración de duración extensa según Bawa (1983) presenta ventajas como: mejor control de la inversión relativa de la biomasa en flores y frutos. Por otro lado, en especies xenógamas, la floración prolongada puede incrementar la diversidad de los apareamientos. La producción de pocas flores por unidad de tiempo puede reducir el nivel de la geitonogamia e inducir a los polinizadores a buscar recompensa en otros co-específicos. También floraciones prolongadas presentan un menor riesgo de fracaso en la producción resultante de mal tiempo o por la falta de polinizadores en un momento determinado (Bawa 1983). Otras especies nativas que presentan períodos de floración iguales o mayores a 8 quincenas son: *Sarmienta repens* R. et P., *Tristerix tetrandrus* (R. et P.). Mart. y *Rubus radicans* Cav. (Riveros 1991).

En relación a la longevidad de la flor, ésta es relativamente larga (9-15 días), valor cercano a los encontrados por Stratton (1989) en especies de la familia Amaryllidaceae (promedio longevidad de la flor, 14 días). Según Stratton (1989) en estudios efectuados en Monteverde en Costa Rica, en 110 especies de diferente forma de vida, la longevidad floral se encuentra más relacionada con las tendencias taxonómicas, especialmente a nivel de familia. No encontró relación significativa entre la longevidad de la flor y los factores ambientales.

En *Lapageria rosea* la longevidad floral extendida se transforma en una ventaja, debido al bajo número de individuos polinizadores dispo-

nibles en el otoño e invierno. Durante este período del año, los picaflores se encuentran en sopor invernal (Belmonte 1988), siendo menor los requerimientos alimentarios, determinando así un menor número de visitas de flores necesarias para su mantención. Durante los meses de invierno *Lapageria rosea* y *Tristerix tetrandrus* son prácticamente las únicas especies en flor que sirven de fuente de alimento al colibrí (*Sephanoides galericus* Molina). Posteriormente en julio, agosto y septiembre desarrolla su floración *Campsidium valdivicum* (Phil.) Skottsb.

Aunque *Lapageria rosea* no presenta barreras de autoincompatibilidad tampoco es autógama. Depende fuertemente de la intervención de los agentes de polinización para transportar polen dentro de un mismo individuo, además, se comprobó que la autopolinización automática no representa un medio para formar semillas. Vale la pena destacar que esta especie tiene tendencia a ser protógina, ya que presenta el estigma receptivo cuando los estambres aún están inmaduros. Además, si fuera protándrica, el estigma inmaduro se encontraría cubierto de polen cuando la flor recién se encuentre abierta, como sucede en *Embothrium coccineum* J.R. et G. Forster que es una especie claramente protándrica. A pesar de la época del año, la actividad de los polinizadores es bastante eficiente. Esto se debe al bajo número de flores por individuo y el largo período de vida de cada flor. Ambos factores a su vez favorecen la polinización cruzada.

En la polinización cruzada artificial y en la polinización abierta se fecundó el 69% y 68% del promedio de óvulos por flor, respectivamente. La similitud de estos valores indica que los estigmas son polinizados eficientemente. El valor de la fecundidad relativa (eficiencia reproductiva) se aproxima a 1, valor que indica que la polinización es muy eficiente si se considera la baja frecuencia de visitas (0,0343 vis./flor/min.) efectuadas por *Sephanoides galericus*. El único agente de polinización que se observó fue *Sephanoides galericus* el cual presenta visitas bastante esporádicas y una especie de *Bombus* que efectuó sólo 3 visitas a las flores.

Cruden (1977) y Cruden y Lyon (1985) encontraron una correlación entre el sistema de reproducción y la asignación a biomasa en las partes florales. Las especies autocompatibles asignan poca biomasa a estructuras de atracción

y polen, mientras la tendencia opuesta se observa en las especies incompatibles. La asignación de biomasa en *Lapageria rosea* no concuerda con la relación presentada por Cruden (1977) y Cruden y Lyon (1985) para las especies autocompatibles. En estudios experimentales efectuados por Riveros (1991) se pudo comprobar que la relación entre morfología floral y sistema de reproducción no existe, sobre todo en aquellas especies autocompatibles no-autógamas como *Lapageria rosea*. Hechos más detallados sobre la amplia gama de especies autocompatibles son necesarios para mejorar la relación detectada por Cruden (1977) y Cruden y Lyon (1985).

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Dirección de Investigación y Desarrollo de la Universidad Austral de Chile (DIDUACH), por el financiamiento otorgado para realizar el presente estudio. Proyecto S-91-37.

BIBLIOGRAFIA

- ARROYO, M.T.K. 1976. Geitonogamy in animal pollinated tropical angiosperms. A stimulus for the evolution of self-incompatibility. *Taxon* 25 (5/6): 543-548.
- ARROYO, M.T.K., J.J. ARMESTO & C. VILLAGRAN. 1981. Plant phenological patterns in the Andean cordillera of Central, Chile. *J. Ecol.* 69: 205-223.
- ARROYO, M. T. K., R. PRIMACK & J.J. ARMESTO. 1982. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *Amer. J. Bot.* 69(1): 82-97.
- BAWA, K. S. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. In: JONES, C.E. & R.J. LITTLE (eds.) *Handbook of Experimental Pollination Biology*, von Nostrand Reinhold Co, New York. pp: 394-410.
- BELMONTE, E. 1988. Características de la secreción de néctar en *Eccremocarpus scaber* R. et P. (Bignoniaceae) en relación a los hábitos de sus polinizadores. (Tesis Magister) Fac. Ciencias Univ. Chile, 171 pp.
- CRUDEN, R. W. 1977. Pollen-ovule ratios. A conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32-46.

- CRUDEN, R. W. & D. L. LYON. 1985. Patterns of biomass allocation to male and female functions in plants with different mating systems. *Oecologia* 66: 299-306.
- FAEGRI, K. & L. VAN DER PIJL. 1976. *The Principles of Pollination Ecology*. (2nd. Edition Revised). Pergamon Press, Oxford. 291 pp.
- RIVEROS, M., M. T. K. ARROYO & A. M. HUMANA. 1987. An unusual kind of distyly in *Quinchamalium chilense* (Santalaceae) on Volcan Casablanca, southern Chile. *Amer. J. Bot.* 74(3): 313-320.
- RIVEROS, M. 1991. *Biología reproductiva en especies vegetales de dos comunidades de la zona templada del sur de Chile, 40° S.* (Tesis Doctoral) Fac. Ciencias Univ. Chile, 301 pp.
- RUIZ, T. & M. T. K. ARROYO. 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. *Biotropica* 10(3): 221-230.
- STRATTON, D. A. 1989. Longevity of individual flowers in a Costa Rican cloud forest: Ecological correlates and phylogenetic constraints. *Biotropica* 21(4): 308-318.

(Fecha de publicación octubre 1995)

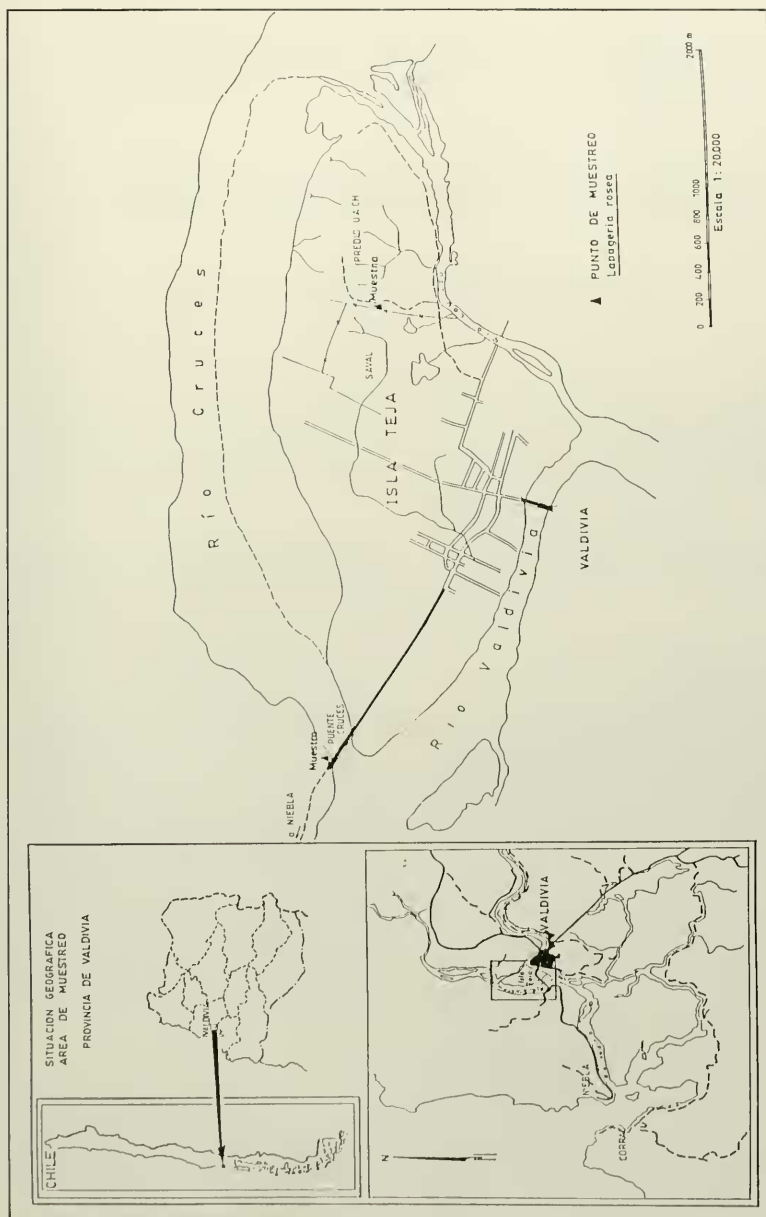


Fig. 1. Lugares de muestreo de *Lapageria rosea*.